Québec

Note de recherche forestière n° 102

Comment calculer les indices de Pielou à partir de données d'inventaire écologique pour évaluer la diversité des écosystèmes forestiers

Rock Ouimet[1], Hélène d'Avignon[2], Sylvie Tremblay[1], Catherine Périé[2] et Vincent Gerardin[3]

FDC 180(047.3)(714)
FC SD 387 587

* *

Résumé

La conservation de la diversité biologique est l'un des critères, ou objectifs, du concept de l'aménagement forestier durable. Pour vérifier l'atteinte de cet objectif dans le contexte forestier québécois, nous suggérons comme premier exercice d'évaluer trois indicateurs de la diversité biologique des forêts : 1) l'indice de similarité (*H*) entre les types de végétation du territoire ; 2) le nombre total d'espèces végétales (richesse spécifique [*S*]) par type de végétation occupant le territoire ; 3) la proportion d'espèces végétales (*R*) localement rares sur le territoire. Les méthodes d'évaluation de ces indices sont présentées et leurs limites sont discutées. Le principal avantage de cette méthode d'évaluation de la diversité des écosystèmes forestiers est de pouvoir utiliser les données écologiques déjà disponibles pour la plus grande partie du territoire forestier du Québec.

Mots clés : indices de diversité, richesse en espèces, relation espèce/superficie, diversité végétale.

Summary

How to compute Pielou indices from ecological inventory data to evaluate forest ecosystem diversity. *The conservation of biological diversity is among the criteria or objectives of the sustainable forest management concept. In order to achieve this objective in the forestry context in Québec, we propose as a first approach to use three indicators of biological diversity in forests : 1) a similarity coefficient (H) between the vegetation classification units (VCU) ; 2) the total number of plant species (species richness [S]) by VCU on the territory ; 3) the proportion (R) of locally rare species on the territory. The assessment, limits, and methodology for these indicators are presented and discussed. The main advantage of this approach to assess the diversity of forest ecosystems is that it can use existing ecological data for most of the Québec forest territory.*

Key words : diversity indices, species richness, species-area relationship, plant diversity.

* *

[1] Direction de la recherche forestière, **Forêt Québec**
[2] Scierie Leduc, division de Daishowa inc.
[3] Direction du patrimoine écologique et du développement durable, min. de l'Environnement et de la Faune.

Direction de la recherche forestière
2700, rue Einstein
SAINTE-FOY (Québec) G1P 3W8 Canada

Téléphone : (418) 643-7994
Télécopieur : (418) 643-2165
Courriel : rech.for@mrn.gouv.qc.ca

Introduction

Les pratiques forestières ont des effets certains sur la biodiversité, comme de fragmenter, de raréfier ou de faire disparaître des écosystèmes et de modifier la composition en espèces et l'organisation spatiale des différents stades de développement de la forêt. En Finlande par exemple, on estime que 692 espèces végétales et animales sont menacées d'extinction dans les milieux forestiers (Wright 1995). Au Québec, le nombre d'espèces végétales vasculaires et animales vertébrées du milieu forestier qui sont en situation précaire est de 182 (MRN 1996).

Concept large s'il en est, la diversité biologique englobe toutes les formes de vie, non seulement dans ses aspects taxonomiques, mais aussi dans la complexité de toutes ses interactions, autant les formes de vie entre elles que celles-ci avec le milieu. Le concept réfère donc autant aux gènes et aux espèces qu'aux écosystèmes. À l'intérieur de ce concept, la biodiversité peut être envisagée sous l'angle de la diversité proprement dite, c'est-à-dire de la variabilité des formes de vie à l'intérieur d'une échelle spatio-temporelle donnée et de leur « équitabilité », terme se rapportant à l'abondance relative de ces différents éléments (Huot 1996).

Le concept de diversité biologique suppose donc la connaissance de plusieurs autres notions si on veut en saisir toute la portée. Par exemple, les échelles de perception lui sont indissociables. Si en aménagement forestier on gère la forêt à l'échelle du peuplement (au sens de Young et Giese 1990) et à celle du paysage (perçu comme une mosaïque de peuplements ; Urban *et al.* 1987, Pielou 1993), d'autres échelles de perception doivent être prises en compte si on veut y étudier adéquatement la biodiversité. Par exemple, sous le couvert d'un peuplement de sapins, on peut reconnaître plusieurs associations d'espèces qui interagissent avec leur environnement. Ces unités, composées d'un couvert et d'un sous-bois, représentent à leur tour une échelle de perception plus fine de l'écosystème « peuplement forestier » à l'intérieur duquel il est possible d'étudier la diversité, celle des espèces vasculaires notamment. Ces unités sont appelées écosystèmes, habitats, types forestiers ou **types de végétation**. On définit le terme « type de végétation » selon le sens couramment reconnu en foresterie, soit une unité de classification de la végétation forestière, dont l'historique et la composition en espèces végétales sont suffisamment uniformes en termes d'affinités écologiques — ces dernières étant surtout exprimées par les plantes du sous-bois — pour qu'elle soit aménagée comme une unité (adapté de Young et Giese 1990, Begon *et al.* 1990 et Cauboue *et al.* 1996).

En milieu forestier, la majorité des études sur la diversité biologique portent sur les groupes d'organismes vivants pour lesquels il est plus facile d'obtenir des données, par exemple les plantes vasculaires et les oiseaux (Askins *et al.* 1990, Haila et Järvinen 1990, Beauchesne *et al.* 1991, Huot 1996, Darveau *et al.* 1997). Malgré l'existence de banques de données considérables sur les plantes vasculaires en milieu forestier au Québec, ces banques n'ont été que peu utilisées jusqu'à maintenant pour évaluer la diversité biologique des peuplements forestiers, sauf pour classifier la végétation forestière (par ex., Grantner 1966, Lafond et Ladouceur 1968, Jurdant 1968, Ducruc *et al.* 1976, Gerardin 1980). Les travaux récents de Pitkänen (1998), Roberts et Gilliam (1995), Halpern et Spies (1995) et Elliot *et al.* (1997) ont été parmi les rares à utiliser ce type d'inventaire pour évaluer la diversité biologique du milieu forestier.

Dans le but de caractériser la diversité biologique, on utilise généralement des indicateurs. Les plus courants sont ceux qui ont trait à la diversité d'espèces (nombre ou régularité [abondance relative] ; Pielou 1975, Magurran 1988). Les études sur la diversité d'espèces fournissent souvent une estimation du nombre d'espèces (par ex. Kempton et Wedderburn 1978, Wilson et Shmida 1984, Palmer 1990, Palmer 1991) ; d'autres indicateurs informent sur la régularité et d'autres encore intègrent les deux. Par exemple, les indices de Simpson et de Shanon-Wiener appartiennent à cette dernière catégorie. Pour sa part, Whittaker (1977) a créé deux catégories d'indices : une première, qui permet l'estimation du nombre d'éléments d'une catégorie (par ex. le nombre d'espèces appartenant à un type de végétation donné), puis une deuxième, qui informe sur le degré de différence (de dissimilarité ou de similarité) qui distingue deux catégories entre elles (par ex. le degré de différence entre deux types de végétation du point de vue de la composition en espèces ; diversité dite *bêta*). Selon l'échelle de perception considérée, ces indices peuvent être appliqués à d'autres catégories d'éléments (par ex. les paysages). Pielou (1993) propose également l'utilisation de trois indices pour évaluer la biodiversité ; les deux premiers indices *H* et *S* appartenant aux deux catégories de Whittaker (1977), le dernier, *R*, portant sur la rareté « locale » (degré d'isolement des populations).

Les objectifs de cette note sont de présenter et d'évaluer les limites des trois indices que Pielou (1993) propose pour évaluer la diversité biologique à l'échelle du peuplement forestier et les méthodes de calcul que nous avons utilisées : 1) une mesure de similarité entre les types de végétation (*H*), 2) une mesure du nombre total d'espèces de plantes (*S*) dans un type de végétation et 3) une mesure de la proportion d'espèces de plantes localement rares (*R*). L'application de ces indices à un territoire sous contrat d'approvisionnement et d'aménagement forestier et leur contribution à l'évaluation de la diversité biologique font l'objet d'une autre note de recherche (d'Avignon *et al.* 2000).

Principe de Pielou

Le principe de Pielou (1993) est le suivant : les plantes reflètent à la fois la diversité et la créent de par leur composition et leur structure. En effet, la nature et le nombre d'espèces de plantes engendrent une diversité de niches, c'est-à-dire de milieux propices à la colonisation de certaines espèces, autant végétales qu'animales. La diversité des niches résulte elle-même en partie 1) des facteurs abiotiques (géologie, microtopographie, etc.), qui influencent la répartition spatiale des organismes vivants et 2) de la présence des plantes elles-mêmes, qui forment un ensemble de niches variant du feuillage dans le couvert forestier

au tapis de mousses au sol. On remarque donc que le principe se rapproche de celui du filtre brut, généralement appliqué à l'échelle du paysage. Le principe suppose que seules les plantes vasculaires et les bryophytes soient utilisées pour évaluer la biodiversité des écosystèmes terrestres.

Application du principe de Pielou au contexte québécois

Évaluer la biodiversité à partir des seules plantes (vasculaires et bryophytes) est un principe applicable au contexte historique québécois, car 1) d'importantes banques de données phytosociologiques des principaux écosystèmes forestiers du Québec existent déjà, 2) l'inventaire taxonomique d'autres groupes (faune et flore du sol, insectes, etc.) est encore peu documenté ou économiquement irréalisable à l'échelle du peuplement forestier ou du territoire, 3) les taxonomistes ayant l'expertise nécessaire pour effectuer les inventaires de ces groupes sont trop peu nombreux et, d'autre part, 4) les connaissances sur ces populations d'organismes et sur leurs fonctions sont encore très faibles. Cet inventaire taxonomique, appliqué aux autres organismes vivants, serait aussi probablement trop onéreux pour être réalisé à une échelle de quelques milliers de kilomètres carrés, c'est-à-dire celle d'un territoire forestier sous contrat d'approvisionnement et d'aménagement forestier.

La présence des espèces comme donnée de base

En général, les données phytosociologiques comprennent deux variables : la présence et l'abondance de chacune des espèces observées. Bien que l'abondance soit importante pour classifier la végétation en relation avec le milieu forestier, la variable *présence* suffit à rendre compte de la diversité selon Pielou (1993). Les raisons invoquées pour éviter d'utiliser l'abondance dans le calcul d'un indice de biodiversité sont : 1) les plantes concernées varient en dimensions de l'arbre à la mousse ; la mesure de leur abondance devrait donc être effectuée sur des superficies d'échantillonnage proportionnelle à leurs dimensions pour que l'indice ait un sens ; 2) la caractérisation des écosystèmes en unités de classification de la végétation basées sur l'abondance exprime déjà en partie ce paramètre ; 3) plusieurs plantes changent de dimensions au cours de la saison de végétation, ce qui rend difficile la comparaison des observations effectuées à des mois différents ; 4) l'abondance ne reflète que la partie aérienne des plantes, celle-ci formant une proportion inconnue de l'ensemble aérien-souterrain ; la biomasse totale serait sans doute un meilleur paramètre à mesurer dans ce cas.

Pour toutes ces raisons, Pielou (1993) propose d'évaluer la diversité des écosystèmes en utilisant trois indices qui ne demandent que la variable *présence* dans leurs calculs : 1) une mesure de la similarité entre habitats ou types de végétation (*H*), 2) une mesure du nombre total d'espèces de plantes (*S*) et 3) une mesure de la proportion d'espèces de plantes localement rares (*R*). Les méthodes proposées pour calculer ces indices et une analyse de leurs limites sont présentées plus en détail ci-après.

La similarité de composition (*H*)

On obtient un indicateur de la diversité biologique entre les types de végétation (diversité ***bêta)*** en comparant leur composition en espèces. Magurran (1988) décrit plusieurs méthodes de mesure de la diversité ***bêta*** en utilisant des données de présence-absence. Une méthode consiste à calculer un indice de similarité (*H*), comme celui de Jaccard (Magurran 1988) :

$$H = \frac{j}{(a+b-j)}$$

où j : nombre d'espèces communes aux deux types de végétation ;

a : nombre d'espèces dans le premier type de végétation ;

b : nombre d'espèces dans le deuxième type de végétation.

La précision de l'estimation de *H* dépend du nombre de **points d'observation** (P.O.) qui représentent chaque type de végétation (Magurran 1988). À titre d'exemple, nous avons calculé les indices *H* entre trois types de végétation observés dans les régions écologiques 8f et 9c de Thibault (1985), correspondant aux sous-régions écologiques 5e-T et 5e-S de Saucier *et al.* (1998) : la sapinière à bouleau blanc et oxalide (SAB(BOP)/o ; 74 P.O.), la sapinière à mousses et sphaignes (SAB/m.s ; 44 P.O.) et la pessière noire à sapin, à mousses et à sphaignes (EPN.SAB/m.s ; 32 P.O. ; d'Avignon *et al.* 1999). Afin de déterminer l'influence du nombre de P.O. utilisés sur la valeur de *H*, nous avons sélectionné de façon aléatoire de 2 à 30 P.O. (par incrément de 1 P.O.) dans les types de végétation et nous avons calculé *H* pour chacun de ces groupes de P.O. Nous avons répété cette opération cent fois. Les résultats de la simulation montrent qu'en moyenne, l'indice *H* augmente d'environ 0,1 unité lorsque le nombre de P.O. utilisés passe de 2 à 30 pour les types de végétation étudiés (figure 1). Cependant, les valeurs de *H* varient selon les P.O. sélectionnés et ce, quel que soit le nombre de P.O. utilisés pour calculer *H*, comme le montrent les valeurs minimales et maximales obtenues ($H \pm 0{,}2$ au maximum).

Ainsi, l'utilisation d'un faible nombre de P.O. dans le calcul de *H* sous-estime légèrement, en moyenne, la valeur de cet indice. Malgré sa variabilité, l'indice *H* permettrait de caractériser de façon grossière les types de végétation qui partagent une composition semblable en espèces végétales. Cet indice peut se révéler un outil pratique pour 1) grouper des types de végétation (d'Avignon *et al.* 2000), 2) privilégier certains types de végétation dans le contexte d'un suivi de la diversité biologique à l'échelle d'un grand territoire ou 3) suivre l'évolution de la composition en espèces d'un type de végétation afin d'évaluer sa réaction aux stress environnementaux, aux changements climatiques ou aux activités humaines.

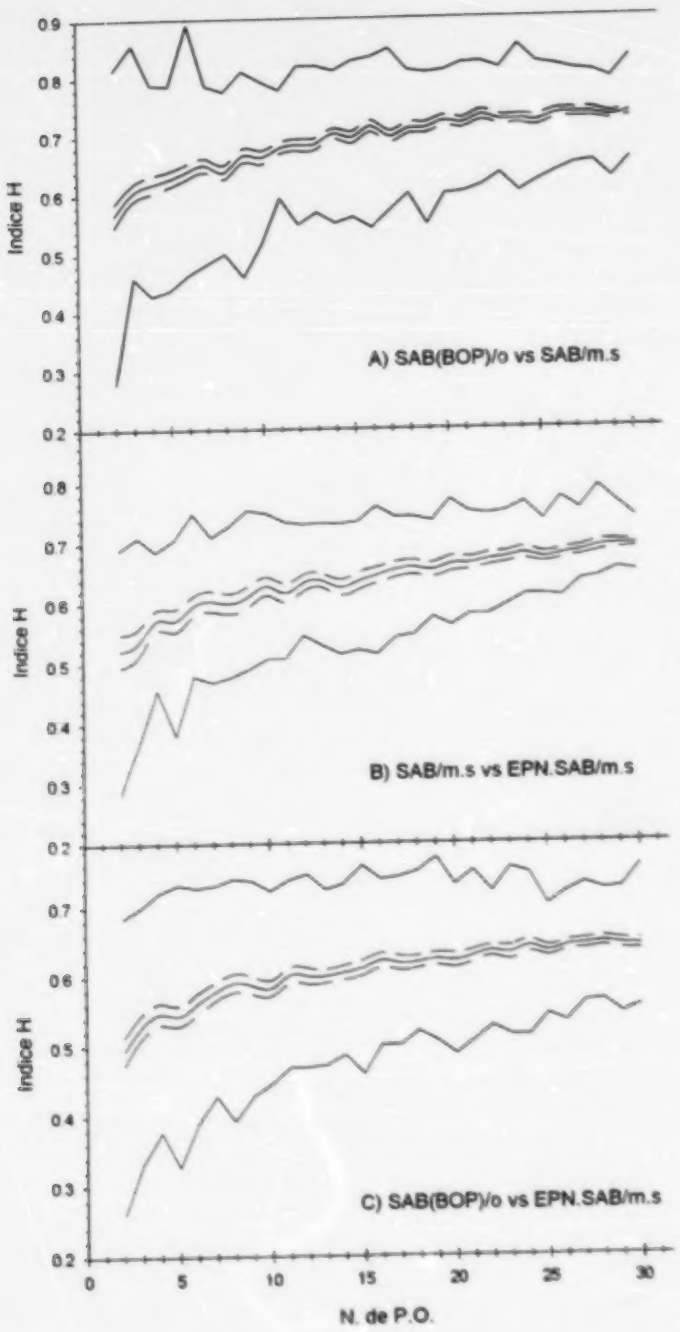

Figure 1. Relation entre le nombre de points d'observations (P.O.) utilisés pour chacun des types de végétation et la valeur de *H*, simulée pour trois types de végétation : la sapinière à bouleau blanc et à oxalide (SAB(BOP)/o), la sapinière et à mousses et à sphaignes (SAB/m.s) et la pessière noire à sapin et à mousses et sphaignes (EPN.SAB/m.s). Dans chaque graphique, la courbe au centre (en plein) représente la moyenne de cent itérations pour chacune des séries de P.O. avec son intervalle de confiance à 99 % (courbes discontinues) ; les courbes extrêmes (en plein) représentent les valeurs minimales et maximales obtenues des cent itérations.

Le nombre potentiel d'espèces (*S*)

Le nombre d'espèces établies dans un écosystème est l'un des indices les plus marquants de sa diversité. Cependant, pour un type de végétation donné, le nombre total d'espèces végétales ne peut être mesuré directement, à moins que tout le territoire occupé par ce type de végétation soit inventorié, ce qui représente une tâche impossible en pratique. Par conséquent, au lieu d'être mesuré, le nombre total d'espèces végétales présentes dans un type de végétation doit être estimé à partir d'un échantillon de P.O.

Méthodes pour estimer *S*

Plusieurs méthodes ont été proposées pour évaluer la richesse en espèces (*species richness*) par l'estimation du nombre de taxons. Les estimateurs du nombre d'espèces se groupent en quatre grandes catégories (Palmer 1990) : 1) le nombre d'espèces observées, 2) l'asymptote de la courbe du nombre d'espèces en fonction de la superficie échantillonnée, 3) l'intégration de la distribution lognormale et 4) les estimateurs non paramétriques. Nous avons examiné la deuxième catégorie d'estimateurs dans le cadre de cette note.

Dans nos travaux portant sur l'évaluation de la diversité des écosystèmes forestiers, nous proposons d'estimer *S* en utilisant les P.O. de chaque type de végétation. Nous posons d'abord l'hypothèse qu'un type de végétation donné possède un nombre maximum d'espèces (*S*). En effet, l'observation montre qu'avec l'augmentation du nombre de P.O. ou de la superficie échantillonnée, le nombre d'espèces se rapproche d'une asymptote (Gleason 1922, Connor et McCoy 1979, Miller et Wiegert 1989, Buys *et al.* 1994). Selon l'hypothèse qui sous-tend la façon dont s'établit ce taux de diminution de nouvelles espèces, on peut dériver différents modèles pour estimer la relation entre le nombre d'espèces et la superficie (Soberón et Llorente 1993).

La relation nombre d'espèces/superficie

Pielou (1993) présente la méthode suivante pour estimer *S*. Soit **s**, le nombre total d'espèces recensées dans un nombre de ***n*** P.O. Une première étape consiste à évaluer le nombre de P.O. (ou la superficie) nécessaire pour recenser une, deux, trois, ... **s** espèces. Les P.O. sont choisis un à un aléatoirement parmi l'ensemble de P.O., sans remise. La deuxième étape, itérative, consiste à recommencer le processus effectué à la première étape un grand nombre de fois (≥ 100), sans toutefois dépasser n^2. La troisième étape consiste à calculer la moyenne du nombre des P.O. permettant de recenser une, deux, trois, ... **s** espèces à partir des résultats obtenus à l'étape 2. Ces deux dernières étapes sont nécessaires pour uniformiser la relation ***s-superficie***, car celle-ci est très dépendante de l'ordre dans lequel les P.O. sont sélectionnés.

Pielou (1993) suggère d'ajuster un modèle quadratique pour estimer *S*, soit le point maximum de la courbe. Cependant, ce modèle ne respecte pas l'hypothèse d'une relation asymptotique entre **s** et la superficie. Nous avons donc testé une série de trois fonctions pour modéliser cette relation (tableau 1). La *fonction de puissance*, proposée à l'origine par Arrhenius (1921), est couramment utilisée pour modéliser la relation ***s-superficie*** (Tokeshi 1993). D'autre part, la *fonction de saturation* de Michaelis-Menten a été très peu employée jusqu'à maintenant, bien qu'elle repose sur des bases théoriques solides (Soberón et Llorente 1993) ; Clench (1979) l'a employée pour décrire la relation entre le nombre d'espèces de papillons observées et la durée d'observation. Cette fonction a l'avantage de posséder des paramètres ajustables qui ont une signification biologique : un des paramètres fournit l'asymptote (*S*) et l'autre, l'échantillonnage nécessaire pour estimer *S*/2. Une autre fonction asymptotique, dite *fonction de valeur extrême*, mise au point par Williams (1995), semble très souple et possède des propriétés qui en font un modèle supérieur à la fonction de puissance traditionnelle. Cependant, elle ne permet que l'interpolation, l'asymptote devant être déterminée au préalable.

Tableau 1. Fonctions de modélisation de la relation *s-superficie*

Fonction	Légende des paramètres	Référence
$s = cx^z$	s : nombre d'espèces x : superficie échantillonnée C, z : paramètres ajustables	Fonction de puissance (Arrhenius 1921)
$s = \frac{Sx}{(B+x)}$	s : nombre d'espèces x : superficie échantillonnée S, B: paramètres ajustables	Fonction de saturation (Clench 1979)
$s = P\left(1-e^{-Cx^b}\right)$	s : nombre d'espèces x : superficie échantillonnée P : nombre total d'espèces dans l'ensemble des échantillons C, b : paramètres ajustables	Fonction de valeur extrême (Williams 1995)

Dans le but d'illustrer la méthode et de comparer les trois fonctions, nous avons choisi les 44 P.O. de la sapinière à mousses et sphaignes. Pielou (1993) recommande de n'utiliser que les derniers points de la relation ***s-superficie*** pour estimer *S*. Nous avons donc comparé cette méthode – en utilisant les dix derniers points – à celle où tous les points sont utilisés pour estimer les paramètres des trois fonctions.

La relation ***s-superficie*** de la sapinière à mousses et à sphaignes est présentée à la figure 2. Les points de cette figure représentent la moyenne de cent répétitions effectuées à l'étape 2 de la simulation. Les résultats montrent qu'en moyenne, l'augmentation du nombre cumulé d'espèces diminue avec l'augmentation de la superficie échantillonnée, car le nombre de nouvelles espèces tend à diminuer à mesure que la superficie échantillonnée s'agrandit. La fonction de puissance ne modélise pas aussi bien les observations que les deux autres équations de saturation (tableau 2). La fonction de valeur extrême possède tout de même une plus petite variance (0,76) que celle du modèle de saturation (2,19), ce qui en fait un modèle mieux ajusté aux données. Cependant, le nombre maximal estimé d'espèces (*S*) de la fonction de saturation est supérieur de 2 au nombre total d'espèces recensées dans les 44 P.O. (**s** = 67), ce qui est plausible, car le recensement des espèces végétales dans les P.O. n'était pas exhaustif. La fonction de valeur extrême demeure évidemment « plafonnée » à une valeur de 67 puisque nous devons la fournir dans le modèle. Ce modèle suppose comme hypothèse de base que toutes les espèces végétales aient été recensées, ce qui n'est pas le cas dans notre exemple.

Si on n'utilise que les 10 derniers points de la relation ***s-superficie*** pour construire le modèle, les fonctions résultantes diffèrent de façon significative des modèles comprenant l'ensemble des points (tableau 2). C'est le modèle de saturation qui est alors le mieux ajusté aux espèces les plus rares, lui permettant ainsi de prédire avec plus de précision le nombre total d'espèces *S* (figure 3). Ainsi, en utilisant ce modèle construit à partir des 10 derniers points de la relation ***s-superficie***, l'indice *S* de la sapinière à mousses et sphaignes passe de 70 à 80 espèces. On peut déduire de ce résultat que 80 - 67 = 13 espèces supplémentaires devraient se trouver dans ce type de végétation.

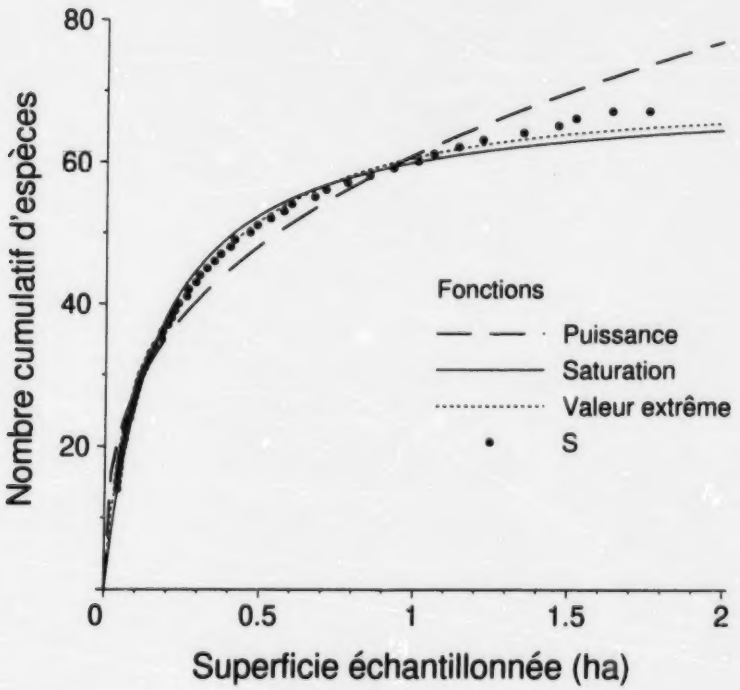

Figure 2. Relation entre le nombre d'espèces végétales (**s**) et la superficie échantillonnée dans la sapinière à mousses et à sphaignes. Les points représentent les valeurs moyennes de **s** et les traits continus et pointillés, les trois modèles ajustés à ces points (voir le tableau 1 pour la description des modèles).

Tableau 2. Résultats de l'ajustement des trois fonctions aux P.O. de la sapinière à mousses et à sphaignes et estimation du nombre d'espèces maximales à partir de l'ensemble des données (S) et des 10 derniers points (S_{10})

Fonction	1er paramètre	2e paramètre	r^2	MCE[1]	S	S_{10}
Puissance	C : 60,85 (0,67)[2]	z : 0,334 (0,009)	0,96	8,38	∞	∞
Saturation	A : 69,56 (0,61)	B : 0,162 (0,004)	0,99	2,19	70	80 (0,69)
Valeur extrême	C : -2,335 (0,027)	B : 0,658 (0.007)	0,99	0,76	67	67

Note : Somme des carrés totaux = 25058; 66 d.l.
[1] MCE : Variance du modèle, 65 d.l.
[2] Erreur-type.

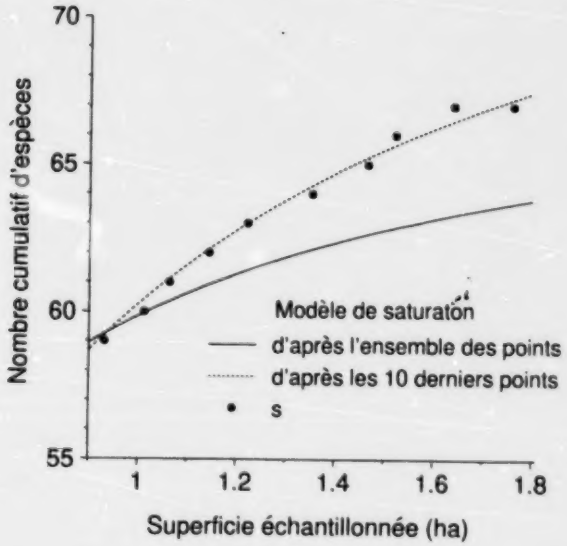

Figure 3. Relation entre la superficie échantillonnée de la sapinière à mousses et à sphaignes et les dix dernières espèces végétales recensées. Les courbes représentent le modèle de saturation ajusté sur l'ensemble des données et sur les dix dernières espèces recensées, respectivement.

Tableau 3. Effet du nombre de P.O. sur l'estimation de l'indice S. Analyses faites à partir des dix derniers points du nombre cumulé d'espèces dans la sapinière à mousses et à sphaignes

Nombre de P.O.	Nombre d'espèces recensées	Indice S	Intervalle de confiance de S à 95 %
10	50	67	66 - 68
20	58	72	69 - 75
30	65	80	77 - 83
40	67	79	77 - 80
44	67	80	79 - 80

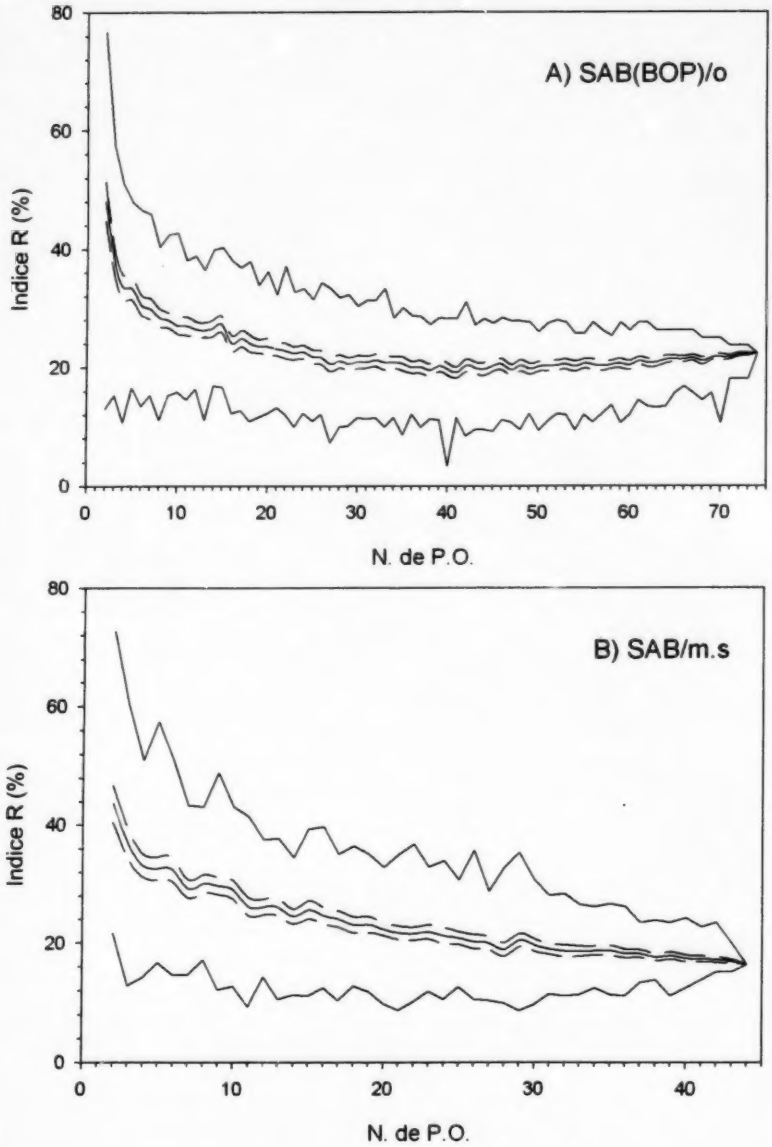

Figure 4. Relation entre le nombre de points d'observations (P.O.) et la valeur de R/H, simulée pour deux types de végétation : la sapinière à bouleau blanc et à oxalide (SAB(BOP)/o) et la sapinière et à mousses et à sphaignes (SAB/m.s). Dans chaque graphique, la courbe au centre (en plein) représente la moyenne de cent itérations pour chacun des P.O. avec son intervalle de confiance à 99 % (courbes discontinues) ; les courbes extrêmes (en plein) représentent les valeurs minimales et maximales obtenues des cent itérations.

Étude de la sensibilité des paramètres de la fonction de saturation

Le nombre de P.O. utilisés dans les calculs a une influence déterminante sur l'estimation des paramètres, quel que soit le modèle. Cependant, une fois dépassé un certain nombre de P.O., leur influence sur l'estimation de *S* devient négligeable, sauf pour ce qui est de la précision des paramètres estimés. Par exemple, on a sélectionné de façon aléatoire de 10 à 40 P.O., par tranches de dix, parmi la banque de 44 P.O. de la sapinière à mousses et sphaignes. On les a ensuite utilisés pour estimer *S* à l'aide de la fonction de saturation. Jusqu'à 30 P.O. ont été nécessaires pour recenser un nombre d'espèces égal à celui obtenu dans la banque globale des 44 P.O. (tableau 3). De même, l'indice *S* a augmenté significativement jusqu'à 30 P.O. ; à partir de 30 P.O., cet indice n'a pas changé, sauf en précision. Ces résultats suggèrent que le nombre de P.O. utilisés pour estimer l'indice *S* de la sapinière à mousses et sphaignes est amplement suffisant.

De même, nous avons effectué des simulations où on retirait une à une les espèces les moins fréquentes de la banque de données des 44 P.O. Les résultats de ces simulations montrent que si on retire jusqu'à cinq espèces, les paramètres estimés *S* et *B* de l'équation de saturation demeurent à l'intérieur de l'intervalle de confiance des paramètres calculés à partir de la banque complète de données. Ainsi, la méthode de calcul de *S* est relativement robuste, permettant l'utilisation d'un recensement non exhaustif d'espèces végétales pour son estimation. De plus, le paramètre *S* est indépendant du paramètre *x* du modèle de saturation (*x* : superficie échantillonnée ou nombre de P.O. ; D'Avignon *et al.* 2000), ce qui permet de comparer l'indice *S* entre divers types de végétation en un temps donné ou d'un type de végétation avec lui-même dans le temps.

Relation *s-superficie* dans l'optique d'un suivi

C'est la relation *s-superficie*, établie grâce au modèle de saturation qui servira, dans le contexte d'un suivi, à déterminer si chaque type de végétation a perdu ou gagné en richesse en espèces. En effet, on pourra comparer le nombre d'espèces recensées dans un certain nombre de P.O. avec le nombre d'espèces prédit par la relation *s-superficie*. Pour illustrer cette méthode de suivi, nous avons procédé à un exercice de simulation. Celui-ci a consisté à piger cent fois, au hasard, dix P.O. dans la banque des 44 P.O. de la sapinière à mousses et sphaignes. Le nombre moyen d'espèces observées dans ces dix P.O. a été de 48 ± 5 espèces. D'après la relation *s-superficie* basée sur l'ensemble des points de la courbe, le nombre d'espèces prédit à partir de dix P.O. (0,4 ha) est de 49,5 ± 1 espèces. Ainsi, dans le contexte d'un suivi, si on avait obtenu un tel résultat, on aurait alors pu conclure que ce type de végétation n'a ni gagné ni perdu en richesse.

Les espèces localement rares (*R*)

Selon Pielou (1993), on peut obtenir un aperçu de la diversité génétique en utilisant la proportion de toutes les espèces végétales représentant un « singleton », c'est-à-dire une espèce trouvée dans seulement un P.O. Cette estimation, désignée *R*, fournit une mesure du degré d'isolement des populations d'espèces et donne un aperçu, bien que très partiel, de la diversité génétique. C'est dans l'optique d'un suivi de la diversité floristique (voir D'Avignon *et al.* 2000) que cet indicateur peut prendre tout son sens ; il paraît tout de même insatisfaisant pour englober tout le concept de la diversité génétique ; une réflexion est à faire à ce sujet.

Nous avons évalué l'effet du nombre de P.O. sur l'évaluation de *R* en utilisant les données de la sapinière à bouleau blanc et oxalide (SAB(BOP)/o ; 74 P.O.) et la sapinière à mousses et à sphaignes (SAB/m.s ; 44 P.O.). Nous avons sélectionné de façon aléatoire deux P.O. et plus (par incrément de 1 P.O.) dans chaque type de végétation et nous avons calculé la proportion d'espèces observées qu'une fois. Nous avons répété cette opération cent fois. Les résultats de cette simulation montrent qu'en moyenne, la valeur de *R* diminue avec le nombre de P.O. utilisés pour son calcul et tend à atteindre un « plancher » pour les deux types de végétation étudiés (figure 4). On peut cependant obtenir un écart d'environ *R* ± 10 % au maximum, selon les P.O. sélectionnés et ce, quel que soit le nombre de P.O. utilisés pour le calcul de *R*, comme le montrent les valeurs minimales et maximales obtenues.

Vers une stratégie de suivi de la diversité biologique des forêts

En privilégiant le concept des filtres brut et fin, les stratégies de conservation de la biodiversité se limitent souvent à l'échelle du paysage forestier (protection de secteurs dits exceptionnels, de massifs de vieilles forêts). Un suivi de la diversité des composantes du paysage devient de plus en plus facile avec les techniques de télédétection maintenant disponibles (interprétation de photos aériennes ou d'images satellites, cartes écoforestières numérisées ; par exemple, voir Périé *et al.* 2000). Toutefois, pour être valable, une stratégie de conservation de ce genre doit s'appliquer à différentes échelles, du paysage au peuplement. Nous proposons ici une méthode rationnelle qui constitue un premier pas, non seulement dans la planification d'un suivi de la diversité floristique à l'échelle du peuplement, mais aussi dans l'évaluation de l'impact de l'aménagement forestier sur la diversité végétale. L'avantage de cette méthode est d'utiliser des données écologiques existantes pour évaluer la diversité biologique à l'échelle du peuplement forestier, car le nombre de P.O. nécessaire à son évaluation demeure incertain sans modélisation préalable.

Conclusion

Les trois indices présentés, *H*, *S* et *R*, tentent de cerner trois aspects complémentaires de la diversité biologique : la diversité entre les types de végétation, leur richesse en espèces et la diversité génétique. Le calcul des indices *H* et *R* est relativement facile. Dans le cas de l'estimation de l'indice *S*, nous proposons l'utilisation du modèle de saturation plutôt que du modèle quadratique proposé par Pielou (1993) car 1) la superficie totale occupée par un type de végétation donné est généralement inconnue, 2) les paramètres du modèle ont une signification biologique et 3) ces paramètres permettent de planifier un suivi économique de la diversité à l'échelle du peuplement forestier. La relation ***s-superficie*** est particulièrement utile pour déterminer le taux de disparition d'espèces. Le principal avantage de cette méthode d'évaluation de la diversité biologique des écosystèmes forestiers est d'utiliser les banques de données déjà disponibles au Québec. En attendant que nous ayions des données sur d'autres organismes et que nous investiguions plus à fond la diversité biologique des forêts, cette méthode constitue un premier pas pour caractériser et évaluer la diversité des écosystèmes forestiers et déterminer leurs réactions aux pratiques d'aménagement forestier.

Références

Arrhenius, O. 1921. *Species and area*. J. Ecol. 9 : 95-99.

Askins, R.A., J.F. Lynch et R. Greenberg, 1990. *Population declines in migratory birds in eastern North America*. Current Ornitol. 7 : 1-57.

Beauchesne, P., P. Larue, L. Bélanger et J. Huot, 1991. *Effets des coupes de dimensions restreintes sur l'abondance des populations d'oiseaux nicheurs en milieu boréal.* For. Chron. 67 : 397-402.

Begon, M, J.L. Harper et C.R. Townsend, 1990. *Ecology : individuals, populations, and communities. 2nd edition*. Blackwell Scientific Publications. 943 p.

Buys, M.H., J.S. Maritz, C. Boucher et J.J.A. van der Walt, 1994. *A model for species-area relationships in plant communities*. J. Veg. Sci. 5 : 63-66.

Cauboue, M., W.L. Strong, L. Archambault et R.A. Sims, 1996. *Terminologie de la classification écologique des terres au Canada*. Ressources naturelles Canada, Serv. can. for., Rapport d'inf. LAU-X-114.

Clench, H., 1979. *How to make regional lists of butterflies : some thoughts*. J. Lepidopt. Soc. 33 : 216-231.

Connor, E.F. et E.D. McCoy, 1979. *The statistics and biology of the species-area relationship*. Am. Nat. 113 : 791-833.

Darveau, M., J. Martel, J.-L. Desgranges et Y. Maufette, 1997. *Associations between forest decline and bird and insect communities in northern hardwoods*. Can. J. For. Res. 27 : 876-882.

d'Avignon, H., C. Périé, R. Ouimet et V. Gerardin [2000]. *Établissement d'indicateurs d'aménagement forestier durable dans une aire commune : application d'indices de diversité à la végétation forestière*. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles, Forêt Québec, Direction de la recherche forestière. Note de recherche forestière (en préparation).

d'Avignon, H., C. Périé, V. Gerardin et R. Ouimet, 1999. *Établissement d'indicateurs d'aménagement forestier durable dans l'aire commune 32-02 : portrait de la richesse floristique*. Gouvernement du Québec, ministère des Ressources naturelles, Forêt Québec, Direction de la recherche forestière. Note de recherche forestière n° 96. 21 p.

Ducruc, J.-P., R. Zarnovican, V. Gerardin et M. Jurdant, 1976. *Les régions écologiques du territoire de la baie James : caractéristiques dominantes de leur couvert végétal*. Cah. Géogr. Qué. 20 : 365-392.

Elliot, K.J., L.R. Boring, W.T. Swank et B.R. Haines, 1997. *Successional changes in plant species diversity and composition after clearcutting a Southern Appalachian watershed*. For. Ecol. Manage. : 67-85.

Gerardin, V., 1980. *L'inventaire du Capital-Nature du territoire de la baie James. Les régions écologiques et la végétation des sols minéraux,Tome 1. Méthodologie et descriptions*. 398 p. et *Tome 2, Annexes*. Min. Environ. Québec, Serv. études ecolog. régionales.

Gleason, H.A., 1922. *On the relation between species and area*. Ecology 3 : 158-162.

Grandtner, M.M., 1966. *La végétation forestière du Québec méridional*. Les Presses de l'Univ. Laval, Québec. 216 p.

Haila, Y. et O. Järvinen, 1990. *Northern conifer forests and their bird species assemblages. Biogeography and ecology of forest bird communities*. SPB Academic Publishing, La Haye, Pays-Bas : 61-85.

Halpern, C.B. et T.A. Spies, 1995. *Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest*. Ecol. Applic. 5 : 913-934.

Huot, J., 1996. *Conservation de la biodiversité à l'échelle du peuplement et sylviculture dans le contexte québécois*. Québec, pour le ministère des Ressources naturelles du Québec, Service du suivi environnemental, rapport RN96-3082. 56 p.

JURDANT, M., 1968. *Ecological classification of forest lands, an integrated vegetation-soil-landform approach.* Thèse de doctorat, Univ. Cornell, Ithaca, N.Y. 425 p.

KEMPTON, R.A. et R.W.M. WEDDERBURN, 1978. *A comparison of three measures of species diversity*. Biometrics 34 : 25-37.

LAFOND, A. et G. LADOUCEUR, 1968. *Description des groupements forestiers de la province de Québec*. Min. Ter. et For., Service de la recherche. Rapport interne n° 24. 726 p.

MAGURRAN, A.E., 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, N.J.

MILLER, R.I. et R.G. WIEGERT, 1989. *Documenting completeness, species-area relations, and the species-abundance distribution of a regional flora*. Ecology 70 : 16-22.

MRN (MINISTÈRE DES RESSOURCES NATURELLES), 1996. *Biodiversité du milieu forestier : bilan et engagements du ministère des Ressources naturelles*. Gouvernement du Québec, Direction de l'environnement forestier. Rapport RN96-3082. 152 p.

PALMER, M.W. 1990. *The estimation of species richness by extrapolation*. Ecology 71 : 1195-1198.

PALMER, M.W. 1991. *Estimating species richness ; the second-order jackknife reconsidered*. Ecology 72 : 1512-1513.

PÉRIÉ, C., F. LEVESQUE, H. D'AVIGNON, R. OUIMET et V. GERARDIN, 2000. *Utilisation d'indicateurs cartographiques dans la caractérisation de la mosaïque forestière à l'échelle d'une aire commune*. Gouvernement du Québec, min. des Ress. nat., Forêt Québec, Direction de la recherche forestière. Note de recherche forestière n° 101. 18 p. (sous presse).

PIELOU, E.C., 1993. *Measuring biodiversity: quantitative measures of quality*. Dans : M.A. Fenger, E.H. Miller, J.A. Johnson et E.J.R. Williams (éd.). Our living legacy : proceedings of a symposium on biological diversity. Victoria, BC, Royal British Columbia Museum : 85-95.

PIELOU, E.C., 1975. *Ecological diversity*. Wiley, New York.

PITKÄNEN, S. 1998. *The use of diversity indices to assess the diversity of vegetation in managed boreal forests*. For. Ecol. Manage. 112 : 121-137.

ROBERTS, M.R. et F.R. GILLIAM, 1995. *Patterns and mechanisms of plant diversity in forested ecosystems : implications for forest management*. Ecol. Applic. 5 : 969-977.

SAUCIER, J.-P., J.-F. BERGERON, P. GRONDIN et A. ROBITAILLE, 1998. *Les régions écologiques du Québec méridional (3e version)*. L'Aubelle, supplément février-mars : 1-12.

SOBERÓN, J.M. et J.B. LLORENTE, 1993. *The use of species accumulation functions for the prediction of species richness*. Cons. Bio. 7 : 480-488.

THIBAULT, M., 1985. *Les régions écologiques du Québec méridional. Deuxième approximation*. Serv. rech. et Serv. carto., Min. Éner. et Ress., Québec. Carte couleurs 1 : 1 250 000.

TOKESHI, M. 1993. *Species abundance patterns and community structure*. Adv. Ecol. Res. 24 : 111-186.

URBAN, D.L., R.V. O'NEIL et H.H. SHUGART, 1987. *Landscape ecology : a hierarchical perspective can help scientists understand spatial patterns*. Bioscience 37 : 119-127.

WHITTAKER, R.H., 1977. *Evolution of species diversity in land communities*. Evol. Biol. 10 :1-67.

WILLIAMS, M.R., 1995. *An extreme-value function model of the species incidence and species-area relations*. Ecology 76 : 2607-2616.

WILSON, M.V. et A. SHMIDA, 1984. *Measuring beta diversity with presence-absence data*. J. Ecol. 72 : 1055-1064.

WRIGHT, M., 1995. *Death by a thousand cuts*. New Scientist 145 : 36-40.

YOUNG, R.A. et R.L. GIESE, 1990. *Introduction to forest science, 2nd edition*. John Wiley and Sons, New York. 586 p.

Québec

Ministère des
Ressources naturelles

2000-3090

ISBN 2-550-36230-6
Dépôt légal 2000
Bibliothèque nationale du Québec
Bibliothèque nationale du Canada
© 2000 Gouvernement du Québec